



EESTI MAAÜLIKOOL
Põllumajandus- ja keskkonnainstituut

Oles Kapalo

***TAPHRINA* SEENE MÕJU KASE KSÜLEEMI
MORFOLOOGIALE JA HÜDRAULILISELE JUHTIVUSELE**

**EFFECT OF FUNGUS *TAPHRINA* INFECTION ON BIRCH
(*BETULA PENDULA*) XYLEM MORPHOLOGY AND
HYDRAULIC CONDUCTION**

Magistritöö
Vee ja maismaa ökosüsteemide rakendusbioloogia õppekava

Juhendajad: dotsent Tiina Tosens, *PhD*

Liisa Kübarsepp, *MSc*

Tartu 2018

Eesti Maaülikool Kreutzwaldi 1, Tartu 51014		Magistritöö lühikokkuvõte	
Autor: Oles Kapalo		Õppekava: Vee ja maismaa ökosüsteemide rakendusbioloogia õppekava	
Pealkiri: <i>Taphrina</i> seene mõju kase ksüleemi morfoloogiale ja hüdraulilisele juhtivusele			
Lehekülgi: 42	Jooniseid: 4	Tabeleid: 0	Lisasid:0
Osakond: Taimefüsioloogia Uurimisvaldkond: B390 Juhendaja(d): dotsent Tiina Tosens, <i>PhD</i> , Liisa Kübarsepp, <i>MSc</i> Kaitsmiskoht ja -aasta: Tartu, 2018			
<p>Käesoleva magistritöö eesmärgiks on uurida <i>Taphrina</i> seene avaldatavat mõju kase ksüleemi morfoloogiale ja hüdraulilisele juhtivusele. <i>Taphrina</i> seen on kottseente hõimkonda kuuluv parasiitseen, hõimkonna tuntuim seen on <i>Taphrina deformans</i> – virsikupuu lehti deformeeriv parasiitseen, mida on kõige rohkem uuritud, kuna see tekitab majanduslikku kahju. Antud töös keskendutakse kaske kahjustavale parasiitseene liigile <i>Taphrina betula</i> (kaseluudik), mis tekitab puuokstele visuaalselt nähtavaid kahjustusi – tuulepesi.</p> <p>Eesmärgi saavutamiseks koguti proove kahest kohast: Tähtvere pargist Tartu linnas ja linna külje all Ihastes asuvalt Anne looduskaitsealalt. Töö käigus uuriti ksüleemitorude suurust ja tihedust, erinevusi mõõdeti fotodelt mikroskoobi all. Selgus, et kontrollproovidel oli ksüleemitorude diameeter suurem kui nakatunud proovidel, seda 9/13, ka oli nakatunud proovidel ksüleemitorude tihedus suurem kui nakatumata proovidel.</p> <p>Töö tulemustes jõuame järeldusele, et <i>Taphrina</i> seenparasiit avaldab mõju kase puidule, mõjutades selle ksüleemitorude suurust ja tihedust. Sellest tulenevalt võib järeldada, et taime hüdrauliline juhtivus on samuti mõjutatud, kuna see sõltub ksüleemitorudest ning nende morfoloogiast, siiski hüdraulilise juhtivuse aspekt vajab tulevikus täiendavat uurimist.</p>			
parasiitseen, arukask, tuulepesad			

Estonian University of Life Sciences Kreutzwaldi 1, Tartu 51014		Abstract of Master's Thesis	
Author: Oles Kapalo		Speciality: Applied Biology of Aquatic and Terrestrial Ecosystems	
Title: Effect of fungus <i>Taphrina</i> infection on birch (<i>Betula pendula</i>) xylem morphology and hydraulic conduction			
Pages: 42	Figures: 4	Tables: 0	Appendixes: 0
Department: Plant physiology Field of research: B390 Supervisors: docent Tiina Tosens, <i>PhD</i> , Liisa Kübarsepp, <i>MSc</i> Place and date: Tartu 2018			
<p>The aim of this Master's thesis was to research the influence of the <i>Taphrina</i> fungi on the morphology and hydraulic conductivity of European white birch (<i>Betula pendula</i>). The <i>Taphrina</i> is a fungal genus within the <i>Ascomycota</i> phylum, the most famous species of the division is <i>Taphrina_deformans</i> which is infamous of infecting peach trees and is most studied because of economic damage it causes. This thesis focuses on the species <i>Taphrina betulina</i>, which causes visible deformity in a woody plant known as Witch's brooms.</p> <p>To achieve the goal, samples were collected from two places: Tähtvere Park in Tartu and the Anne Nature Reserv located in Ihaste near the City Tartu. During the study, the size and density of xylem were examined. Differences were measured from photos made by microscope. It turned out that the control samples had a larger xylem diameter, 9 of 13 samples had larger diameter, also infected samples had higher xylem density than non-infected samples.</p> <p>In the result of this thesis, we concluded that <i>Taphrina betulina</i> fungus affects the birch wood, affecting the size and density of its xylem. Consequently, it can be concluded that the hydraulic conductivity of the plant is also affected, since it depends on the xylem morphology, however, the aspect of hydraulic conductivity needs further investigation.</p>			
fungi, birch, Witch's brooms			

SISUKORD

SISSEJUHATUS	5
1. FOTOSÜNTEES	6
1.1 Fotosünteesi seos produktiivsusega	7
2. VEEKASUTUSE EFEKTIIVSUS	9
3. LEHTEDE VEEPOTENTSIAAL	12
4. VEE LIIKUMINE JUURTEST LEHTEDESSE	15
5. KSÜLEEM	16
5.1 Kuidas ksüleemi anatoomia varieerub keskkonnastressi tingimustes	17
6. TAPHRINA SEEN	19
6.1 Kuidas patogeen ründab taime?	21
8. TULEMUSED	27
9. ARUTELU	32
KOKKUVÕTE	36
SUMMARY	37
KASUTATUD KIRJANDUS	38

SISSEJUHATUS

Parasiitseene *Taphrina* on levinud kogu maailmas, selle levik ulatub peremeestaime leviku areaaali piirideni ja on liigist sõltuv (Ludwig-Müller 2015, Каратыгин 2002). Patogeen mõjutab saagikust sellistel taimedel nagu virsik, kurkum, ploom, pirn.

Viimaste aastakümnete jooksul on paljud erinevad puuliigid, sealhulgas ka Põhja-Euroopas kasvavad liigid, olnud invaseeritud erinevate patogeenidega. Seda protsessi on ettevaatlikult seostatud kliima soojenemisega, siiski ei ole enamuse teadlasi valmis seostama sellist juhu kokkusattumust kliimamuutusega. Anda teaduslikku tõendust, mis kinnitaks kliimamuutust kui faktorit, mis põhjustab puude intensiivset koloniseerimist patogeenidega, on äärmiselt keeruline, ning kliimamuutuse ja seenpatogeenide levikut ei tohi tähelepanuta jätta (Hanso, Drenkhan 2013). Võttes arvesse kliima soojenemist ja sellega kaasnevaid keskkonnamuutusi kliimavööndites, kus on omane teistsugune kliima, loob niiske ja soe keskkond ideaalsed tingimused patogeenide levikuks laiuskraadidele, kuhu nende varasem levimine oli keerukam.

Taimed puutuvad kokku nii soodsate kui ka ebasoodsate biotiliste teguritega, mis määravad nende ellujäämist taimekoosluses. Stressist mõjutatuna peavad taimed kulutama füsioloogilistes ja biokeemilistes mehhanismides rohkem energiat, et raskendatud keskkonnaoludes ellu jääda (Mandre 2002). Arukask (*Betula pendula*) on parasvöötmes üks kõige tuntumaid ja levinumaid puuliike, ning kiiresti kasvav pioneerliigina leidub seda ka raiesmikel, põlendikel ja mahajäetud karjäärides. Samuti on kasel arvestatav väärtus paberitööstuses ja Eestis on suur turumajanduslik huvi selle puidu ekspordi vastu (Tullus, Vares 2001: 9). Käesoleva töö eesmärk oli uurida *Taphrina* seenpatogeeni mõju arukase ksüleemi morfoloogiale ja veejuhtivusele ning sellega kaasnevat mõju puu produktioonile. Kontrolliti järgnevaid hüpoteese: (i) *Taphrina*'ga nakatunud kaseokstel on väiksema pindalaga ksüleemitorud ja seetõttu on taime hüdrauliline juhtivus, fotosünteesi võimekus ja lehe veekasutusefektiivsus väiksem, (ii) *Taphrina* ei avalda ksüleemile, fotosünteesi võimekusele ja lehe veekasutusefektiivsusele olulist mõju.

1. FOTOSÜNTEES

Fotosüntees on planeedi biosfääris ainus protsess, mille käigus moodustub hapnik, samuti kaasneb fotosünteesiga orgaanilise saaduse kasv (Miidla 1984). Valgus neelatud fotosünteesi pigmentidena rohelistes taimerakkudes on kasutatud, et võimendada CO₂ konverteerimist lihtsateks suhkruteks. Saadud suhkrud kasutatakse ära veelgi keerukamate orgaaniliste molekulide sünteesimisel. Need saadused (st fotosünteesi orgaanilised süsinikusaadused) taimorganism siis kas ladustab lehes või transpordib organismis sinna, kuhu peab vajalikuks (Skillman 2011).

Fotosünteesi peetakse energia ja materjali allikaks rakkude metabolismis ja taime kasvus (Skillman 2011). Päikese kiirgus on taimede poolt absorbeeritud ja muudetud biomassiks. Biomassi toodangus on olulisteks faktoriteks organismi kloroplastide jõudlus, päikesevalguse peegeldumine lehtedelt, transpiratsioon, valgushingamine e fotorespiratsioon ja taime metabolism (Silva jt 2015).

Fotosünteesi põhiline valem on $\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O} + \text{valgus} \rightarrow \text{süsivesikud} + \text{O}_2$ (Komissarov 2014). Atmosfääri gaasilise stabiilsuse tagamisel on fotosünteesil tähtis roll, kuna see tagab CO₂ sidumise ja O₂ eraldumise (Miidla 1984). Siinkohal tuleb mainida, et kõik elus substantsid koosnevad molekulidest, mis omakorda vormivad taime.

Fotosünteesi näol on tegemist reaktsioonidega elektronide ja prootonite tasandil. Antud juhul on väiksema tasandi osakesed footonid, tinglikult võib päikesel toimuvaid tuumareaktsioone vaadelda kui fotosünteesi protsessi algust. Vaatamata fotosünteesi kompleksusele on võimalik määrata kaht peamist protsessi etappi: valguse faas ja pimeduse faas, mis loomulikult järgneb valguse faasile. Esimeses faasis, mida nimetatakse ka valgusfaasiks, toimub vee fotokatalüüs, mille käigus tekib molekulaarne hapnik, mis vabaneb atmosfääri kui fotosünteesi jääkprodukt. $\text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{valgus} \rightarrow [\text{H}] + \text{O}_2$. Tekkinud vesinik siseneb süsinikdioksiidi fikseerimise tsükklisse, mis lõpeb süsivesikute moodustumisega, kokkuleppeliselt tähistatakse seda protsessi CH₂O: $[\text{H}] + \text{CO}_2 \rightarrow \text{ensüümid} \rightarrow \text{CH}_2\text{O}$. See staadium hõlmab suurt ensümaatiliste reaktsioonide arvu (Komissarov 2014). Sahhariidid ei ole ainsad saadused, mida taim biosünteesib – ta sünteesib ka valke, lipide ja aminohappeid (Miidla 1984).

1.1 Fotosünteesi seos produktiivsusega

Elusorganismid vajavad elamiseks kindlat energiaallikat, olgu siis toiduna, mineraalidena või päikesevalgusena. Taimed, vetikad ja paljud bakterid kasutavad päikeseenergiat, et saada lihtsatest energiavaestest substraatidest – veest ja süsinikdioksiidist – keerulise struktuuriga, energiarikast orgaanilist materjali. Fotosünteesi kaudu saadud süsivesikuid kasutatakse, et saada energiat ja ehitada üles kogu organism (Skillman 2011). Autotroofsed organismid on keerukad keemilised süsteemid, mis on nii toiduks kui ka ehitusmaterjaliks paljudele organismidele, samuti on autotroofidel tähtis mõju planeedi ökoloogiale ja kliimale (Silva jt 2015). Fotosüntees muudab meie planeedi elamiskõlblikuks. Mullad, mis aitavad toetada nii looduslikke ökosüsteeme kui ka põllumajandust, hapnikurikas atmosfäär, mis võimaldab hingamist ja stratosfääri osoonikiht, mis kaitseb meid ohtliku ultraviolettkiirguse eest – kõik need on olemas tänu fotosünteesile. Kõik toiduained, tekstiilitooted, farmaatsiatooted ja fossiilsed kütused – need on vaid vähesed näited majanduslikult tähtsatest saadustest, mis on otseselt või kaudselt tekkinud tänu fotosünteesile. On veel mitmeid vahepealseid protsesse, mis seostavad fotosünteesi biomassiga, kuid on pärvinud suhteliselt vähest teaduslikku tähelepanu. Näiteks arvatakse, et on olemas seos fotosünteesi, puidu ja biomassi kasvu vahel (st suurenev vee defitsiit viib selleni, et väheneb fotosünteesi intensiivsus, selle tagajärjeks on taimede aeglasem kasv ja vähem biomassi) (Malhi jt 2015). Vee vähene kättesaadavus põhjustab taime lehtede närbumist, õhulõhed sulguvad ja seetõttu fotosüntees väheneb. Õhulõhede sulgumine on osaliselt vähesel fotosünteesi põhjuseks, vähene vee kättesaadavus ja madal niiskustase vähendab raku siserõhku ehk turgorit. Vee defitsiidi tagajärjeks on nõrk fotosüntees taime lehtedes, kus madal niiskustase põhjustab väiksema saagikuse. Kõige parem näide on siinjuures kurk (*Cucumis sativus*), taim, mis vajab oma biomassi saavutamiseks palju vett. Samas on ebasoodne toime veepuudusele taimes pöörduv: kui taime veestressi vähendada, taastub kurgi fotosüntees suhteliselt kiiresti (Janoudi jt 1993).

Teine näide on suurenev CO₂ tase, mis võib stimuleerida fotosünteesi, mis omakorda vastutasuks tõhustab puu kasvu ja viib biomassi suurenemiseni (Malhi jt 2015). Energia, mis on talletunud süsiniksidemetes aastase fotosünteesi jooksul (primaarproduktsoon), kasutatakse osaliselt (50–70%) ära taime enda ainevahetuses (autotroofne hingamine, mida kasutatakse kasvuks ja taime hoolduseks koos kaasneva CO₂ vabastamisega) ja osaliselt (30–50%) kasutatakse seda biomassi produktsoonis. Neto primaarproduktsoon = bruto primaarproduktsoon – respiratsioon (Malhi jt 2015).

Neto primaarproduktsoon jaguneb erinevate organite nagu puitunud koe, peenjuurte, lehtede, õite ja viljade vahel. Näiteks troopilistes metsades läheb ligi 30–50% neto primaarproduktsoonist puidumassi kasvule. Suhe puidu kasvu ja biomassi vahel ei ole otsene. Puidu biomass ökosüsteemis on puidu kasvu ja lagunemise vahe (Malhi jt 2015).

2. VEEKASUTUSE EFEKTIIVSUS

Vesi on keskkonnas üldlevinud element, mille abil toimuvad paljud biokeemilised protsessid. Veekasutuse efektiivsus (WUE) on taime veetarbimine metabolismi käigus – vee kadu läbi transpiratsiooni. Mõiste on eksitav, kuna taim tegelikult kaotab vett, kui kasutab seda toormena kuivmassi tootmiseks. Seda hinnatakse lehe või kogu taime tasemel, lühiajalises või pikaajalises perspektiivis. Lühiajaline hinnang on fotosünteesi veekasutusefektiivsus ja see põhineb fotosünteesist tuleneva gaasivahetuse andmetel. Teine on produktsiooni veekasutusefektiivsus, nõ integreeritud veekasutuse efektiivsus, seda defineeritakse tavaliselt biomassi toodangu ja transpiratsiooni suhtena mõõteperioodil. Selles hinnangus hinnatakse pika aja vältel kogu taime (varred, juured) või taime osa, mis leiab majanduslikku kasutust (Niglas 2009, Wikipedia 2017).

Veekasutuse efektiivsus varieerub ja sõltub nii mullast, atmosfäärist kui ka taime iseloomust. Samuti on faktoriteks lehe vanus, suhteline niiskus, temperatuur, päikesevalguse kiirgusintensiivsus ja vee kättesaadavus mullast (Wullschleger, Oosterhuis 1989). Kasulik parameeter, mida seostatakse kahe vooluga, fikseeritud CO₂ ja transpireeritud veekogusega, reguleeritud õhulõhede juhtivuse poolt, nimetatakse veekasutuse efektiivsuseks (Nobel 2009).

$$WUE = \frac{CO_2 \text{ fikseeritud mass}}{H_2O \text{ transpireeritud mass}}$$

Üldjuhul sõltuvad taimede transpiratsioon ja fotosüntees keskkonnatingimustest, kuid siiski saab erinevate taimetüüpide veekasutusefektiivsust üldistada. Keskmine päevane veekasutusefektiivsus on täiskasvanud lehtedes harilikult 1 kuni 3 g CO₂ (kg H₂O)⁻¹ C3 tüüpi taimedel, 2 kuni 5 g CO₂ (kg H₂O)⁻¹ C4 tüüpi taimedel ja 10 kuni 40 g CO₂ (kg H₂O)⁻¹ CAM-taimedel (Nobel 2009). Kuna suurem osa maapealseid taimi kaotab pidevalt vett vee aurustumisega, vajavad nad katkematut veega küllastumist pinnasest. Taimede jaoks, mis kasvavad ajaliselt ja ruumiliselt muutuv keskkonnas, on võime reguleerida veekasutust ja säilitada vee tasakaalu ellujäämisel peamiseks ülesandeks (Õunapuu, Sellin 2013). Fotosünteesiks on vajalik õhulõhede avanemine CO₂ assimileerimiseks, see aga toob endaga kaasa paratamatu veekao.

C4 taimed saavad vähese veevaruga hakkama paremini kui C3 taimed, seega domineerivad nad kuivades piirkondades, kus vee kättesaadavus on napp ja temperatuurid on kõrged. Vaatamata kõrgele veekasutusefektiivsusele on 300 000 soontaimeliigist ainult 2–3% C4 taimed (Nobel 2009).

Keerulise koostoime tõttu on raske hinnata gaasivahetuse parameetrite ja vastandliku mõju õhulõhede juhtivuses. Seega suhe assimileeritud CO₂ koguste ja väljaauratud vee vahel on taime füsioloogilist suutlikkust täiustades siiski saavutatav katsemeetodil (Shi-wei jt 2006)

Vastavalt erinevate teadusuuringute eesmärkidele ja vee tarbimise ning kaotamise võimalustele võib veekasutuse efektiivsust määratleda kolmel erineval tasandil:

- 1) Lehe tasandil – Veekasutuse efektiivsus, niinimetatud sisemine veekasutuse tõhusus, on määratletud, kui üheaegne suhe neto süsiniku assimilatsiooni ja vee aurumise vahel läbi lehe õhulõhe näitab aurustunud ja metabolismis kasutatud veemolekulide suhet;
- 2) Terve taime tasandil – Veekasutuse efektiivsust defineeritakse kui biomassi suhet, mis on toodetud, kasutades kogu taime vett. Veekasutuse efektiivsus sellel tasemel on alati väiksem kui lehel, sest veekadu on seotud mitte-fotosünteesilise protsessiga ja respiratoorse süsiniku kaoga algse fotosünteesi pöördumisel biomassiks;
- 3) Saagikuse tase – Veekasutuse efektiivsust defineeritakse kui toodetud biomassi suhet, tarbides kogu ökosüsteemi vett (saagikus ja absoluutne tarbitud vee kogus). Sellel tasemel on veekasutuse efektiivsus veelgi väiksem taimede poolt tarbimata jäänud vee kogusest (Shi-wei jt 2006).

Veekadu sõltub taime seisundist ja keskkonnateguritest, õhulõhed kontrollivad veekasutuse efektiivsust – kui õhulõhed on vähe avatud, toimub vähene transpiratsioon ja taim kaotab vähem vett, kuid kui õhulõhed on pooleldi avatud, väheneb ka CO₂ liikumine lehte (Nobel 2009). Sellistes kohtades, kus mullaniiskust on piisavalt, veekasutus ja selle kadu on tasakaalus, kasvavad mesofüüdid, Eesti taimestikis esikohal olevad taimed. Sellistel taimedel ei ole väliselt avalduvaid kohastumusi vee säilitamiseks ega kiireks väljutamiseks. Vaatamata sellele võib mesofüütide veekasutus muutuda sõltuvalt aasta- ja päevaajast, kasvukohast ning kliimatingimustest. Näiteks kõrgekasvulistel taimedel nagu puud võivad ladvalehed olla kuivataluvamad kui keskmisel ja alumisel osal olevad lehed. Samuti erinevad varjulehed valguse käes olevatest lehtedest, ning seega erineb ka nende hingamine. Palavatel ariidsetel aladel kasvavad mesofüüdid on kohanenud otstarbekalt kasutama niiskemat ja jahedamat aastaaega (Masing jt 1979).

3. LEHTEDE VEEPOTENTSIAAL

Taime kasvamine on protsess, mis viib paratamatu veekaotuseni läbi transpiratsiooni e taimaurumise. Kuna süsinikdioksiidi tarbimine toimub läbi õhulõhede, toimub ka samaaegne veekaotus (transpiratsioon) läbi õhulõhe organi (Wullschleger, Oosterhuis 1989). Lehtede peamiseks ülesandeks on fotosüntees ja transpiratsioon. Need kaks on teineteisega tihedalt seotud: kui päevane õhutemperatuur tõuseb, intensiivistub ka transpiratsioon, mis tähendab veekadu ja fotosünteesi langust. Fotosüntees on kõige intensiivsem siis, kui lehes on minimaalne veepuudujääk. Veekao eest vastutavad lehepinnal olevad õhulõhed, need reguleerivad transpiratsiooni. Transpiratsiooni toimet toimub taimes pidev veevool, mis soodustab toitainete liikumist taimes (Kalda jt 1965). Vesi on oluline soontaimede kasvuks ja enamik tarbitud veest gaasivahetuse käigus kaob. Tavaline taim, mis kasvab mõõdukates tingimustes (parasvöötmes), vajab 700–1300 mol H_2O , et fikseerida 1 mol CO_2 . Seevastu erinevad taimede võimed reguleerida süsinikdioksiidi kogust, mis on saadud ühe veeühiku kaoga. Sellised erinevused võivad viidata sisemise veekasutuse tõhususe erinevusele, mida defineeritakse kui assimilatsiooni ja transpiratsiooni suhet (Shi-wei jt 2006). Süsihappegaasi efektiivse omastamise ja intensiivse assimilatsiooni protsessi tagamiseks peab taimel olema võimalikult suur lehtede kogupindala, siis suureneb ka veeaurumise protsess, mis toob endaga paratamatult kaasa veekao (Kalda jt 1965).

Õhulõhed reguleerivad veekadu läbi avanemise ja sulgumise (Mohr jt 1995). Avanemist põhjustab üldiselt turgori tõus, raku paisumisel saavutatav pingeseisund (Miidla 1984). Õhulõhed sulguvad siis, kui väheneb turgor sulgrakkude ja kõrvalrakkude vahel. Tavaliselt ümbritsevad sulgrakke suhteliselt suured kaasrakud, mis üheskoos moodustavad õhulõhede kompleksi (Mohr jt 1995). Õhulõhed kajastavad lehe veepotentsiaali, mis võib mõjutada õhulõhede käitumist – kas läbi veepotentsiaali tundvate mehhanismide muutuse või läbi muutuste taime hüdraulilises ehituses, mis määrab lehe veepotentsiaali funktsionaalset sõltuvust aurumise ajal. (Shi-wei jt 2006).

Taimekoe veepotentsiaali mõõtmiseks kasutatakse survekambrit – seadet, mille abil saab mõõta võrdset või vastandliku rõhku, millega taim omastab vett, e taime veepotentsiaali (Ψ) (Wikipedia 2017). Peamised taime veepotentsiaali mõjutavad tegurid on kontsentratsioonipotentsiaal ja rõhupotentsiaal. Kontsentratsioon e osmootne potentsiaal (Ψ_s) on ühe aine molekulide segunemine teise aine molekulidega. Näiteks õli molekulid, mis on hüdrofoobsed, ei lahustu vees, st ei segune veemolekulidega. Lahust lisades tõuseb aine kontsentratsioon ja osmootne potentsiaal väheneb, muutes selle negatiivseks. Kõrge lahusesisaldus tsütoplasmas viib selleni, et vesi liigub taimes läbi osmoosise. Tänu sellisele veepotentsiaali erinevusele toimubki vee liikumine mullast taimejuurte rakkudesse.

Teiseks veepotentsiaali mõjutavaks faktoriks on turgori rõhk (Ψ_p), mis tagab taime kuju ja püsivuse. Rõhupotentsiaali puhul liigub vesi kõrgema rõhuga alast väiksema rõhuga alasse. Kui taime ümbritsev õhuniiskuse on suur, siis veepotentsiaal õhus (MPa) on nulli lähedane, ja vastupidi: kui õhuniiskuse protsent on väike, langeb ka ümbritseva õhu veepotentsiaal, st see muutub negatiivseks. Rõhkude erinevus tekitab taimes vee liikumist, juurerõhk lükkab vett edasi ja taimelehtede transpiratsioon tekitab tänu väikesele õhu veepotentsiaalile tõmbejõu.

Erinevatel kõrgustel asetsevate lehtede veevarustuse erinevust kompenseerib erinev õhulõhede transpiratsiooni kontroll, sõltuvalt lehe veesisaldusest ja atmosfääri evapotranspiratsioonist ehk kogaurumisest. Arukase, Euroopa parasvöötme ja boreaalmetsade levinuima puuliigi uurimustes on madalal asuvat lehestikku iseloomustatud tagasihoidlikuma õhulõhede käitumisega. Õhulõhed näitavad siin madalamat juhtivust, suuremat tundlikkust lehe veepotentsiaali suhtes ja on muutliku veejuhtivusega (Sellin, Eensalu, Niglas 2009).

Ka on hiljutised õhulõhede mikromorfoloogia uurimused näidanud, et õhulõhede päevane maksimaalne juhtivus kasel toimub puu kõrgemal asuvates lehtedes ja madalal asuvatel lehtedel on õhulõhed pooleldi avatud (Sellin, Eensalu, Niglas 2009). Samuti on tuvastatud funktsionaalne seos taime õhulõhede juhtivuse, hüdrauliliste omaduste ja fotosünteesi vahel. Õhulõhede paindlikkus võimaldab tasakaalustada vee kadu aurumise teel ja vett juhtivate kudede töövõimet varustada lehti veega, samas vältides lehtede kuivamist ja maksimeerides süsinikdioksiidi omastamist vastavates keskkonnatingimustes. Hüdrauliline juhtivus on meede, kuidas vesi tõhusalt läbi kudede juhtida. Olles tihedalt seotud õhulõhede juhtivuse ja fotosünteesivõimega, on hüdrauliline juhtivus lõppkokkuvõttes seotud taime tootlikkuse,

kasvu, konkurentsivõime ja ellujäämisega. Hüdrauliline juhtivus varieerub, sõltudes ajast, sel on ööpäevasi ja hooajalisi kõikumisi, kasvutingimustest – olles tundlik mikrokliima muutuste suhtes nagu valgus, temperatuur ja vee kättesaadavus (Õunapuu, Sellin 2013).

4. VEE LIIKUMINE JUURTEST LEHTEDESSE

Kuumal perioodil toimub intensiivne transpiratsioon, seega taim tarbib hulgaliselt vett, et normaliseerida vedelikukadu. Taimele vajalik vesi saadakse mullast, siinkohal astuvad mängu juured, mis omastavad vee mullast (Miidla 1984). Taimede veekasutusefektiivsuse uurimist raskendavad paljud kaasatud protsessid, ja mitte ainult lehe parameetrid (lehe pindala, transpiratsiooni tase ja õhulõhede juhtivus), vaid ka juure ja tüve parameetrid nagu juurte kogus ja ulatus, juure ja tüve hüdrauliline juhtivus, juure võime vett imendada ja juure radiaalne veetransport. Oluline roll on ka ksüleemi anatoomial, kuna parem vedelikuvool on trahheedes ning laiemates kanalites. Trahheedes liigub vedelik efektiivsemalt kui trahheiidides, kuna ei pea voolama mööda takistusi nagu trahheiidikesta poorid (Arthur jt 1984). Seega kõige tähtsamad parameetrid, mis puudutavad vedeliku voolu taimes, on tüve ja juurte hüdrauliline juhtivus ning juurte veekanaliid (Shi-wei jt 2006). Peale taimejuurtega seotuid parameetrite on vee omastamisel tähtis ka mulla seisund. Vee omastamine taimede poolt sõltub mulla temperatuurist, veesisaldusest, aeratsioonist, mulla vesilahusest. Mullas olev vesi omastatakse osmootselt juure karvu katva koe (risodermise) kaudu, risodermis funktsioneerib imikoena. Juurekarvad on kontaktis mullaga, sealt liigub vesi mööda apoplasti juures edasi. Siinkohal on tähelepanek, et juures ei ole apoplast pidev, vaid jaguneb kaheks, esikooreks ja kesksilindriks, mida omavahel jaotab endodermis. Kuna endodermis takistab vee liikumist mööda apoplasti edasi, peab vesi koos selles lahustunud ainetega liikuma edasi sümplastset teed mööda, läbi rakumembraani ja tsütoplasma. Läbides Caspary jooni ja jõudes kesksilindrisse, võivad vesi ja selles lahustunud toitained kulgeda edasi rakust rakku, kas mööda plasmodesme või siis liikuda apoplastset teed edasi soonteni, olenevalt taimeliigist. Vesi ja selles lahustunud toitained liiguvad ksüleemis kohesioonijõu toimele edasi, mööda tüve okstesse ja sealt mööda leherootsu lehte, kus toimub intensiivne transpiratsioon, mille tagajärjel lehe rakkudes tekib veedefitsiit ja lehe veepotentsiaal langeb. Seetõttu hakkab rakk alumisest kõrvalrakust vett ära imama. Selline jõud kandub edasi mööda naaberrakke, kuni jõuab lehte läbivate soonteni. Seega liiguvad vesi ja vees lahustunud toitained mööda puu tüve madala veepotentsiaali suunas, see loob potentsiaaligradiendi kuni juurerakkudeni, luues pideva kapillaarse veesamba (Miidla 1984). Vesi liigub tüvesse juurte kaudu, seega võivad juure võime imada vett, juure hüdrauliline juhtivus ning tüve hüdrauliline juhtivus märgatavalt mõjutada lehe veeseisundit ja edasist õhulõhede juhtivust ning transpiratsiooni taset. Näiteks madala veejuhtivusega riisitaimed kannatavad veepuuduse käes isegi üleujutatud põldudel (Shi-wei jt 2006).

5. KSÜLEEM

Ksüleem kujutab endast soonte süsteemi, mis katkematute soontena läbivad soontaimede juuri, tüve ja lehti ning lisaks annavad taimedele struktuurset toetust. Vee ja selles lahustunud toitainete liikumine mullast taime kõrgematesse osadesse toimub peamiselt ksüleemis (Nobel 2009), sellist transpordi tüüpi nimetatakse transpiratsioonivooluks. (Miidla 1984). Suured maismaataimed võtavad vett mullast noore juurestiku osade kaudu. Tavaliselt (looduslikes tingimustes) toimub veekadu põhiliselt päeval ja vee imendumine öösiti (Vaganov jt 2006). Ksüleemis liikutavat vedelikku nimetatakse ksüleemimahla, see sisaldab peamiselt anorgaanilisi toitaineid ja orgaanilisi lämmastikuühendeid, mis on ainevahetuslikult toodetud juurtes. Ksüleemimahl liigub juurest ülespoole mööda tüve, sealt okstesse seejärel läbi leherootsu ja edasi lehte. See toimub ksüleemi rakkudes, väheneva hüdrostaatilise rõhujõu suunas (Nobel 2009), toitained liiguvad mööda kahte tüüpi sooni, trahheide ja trahheesid (Kukk 1996). Trahheiidid kujutavad endast fülogeneetiliselt primitiivseid (Nobel 2009) väikesi sooni, mis on omavahel piiratud trahheiidikestapooridega, nõ sulgkilega (Kukk 1996 (Myburg Alexander A., 2005)) ja on tippudest kitsenenud. Trahheed, mida okaspuudel ei esine (Myburg, Sederoff 2001) on suuremad ja arenenumad sooned, nende otsmised rakukestad on kadunud või perforeerinud, st rakukestadesse on tekkinud piklikud avad. Selliselt kujuneb välja soonte elementide jätkuv ühendus ehk trahheed, mis moodustavad pikki katkematuid sooni (Kukk 1996). Nii ksüleemis asuvad trahheiidid kui ka trahheed osalevad kaugtranspordis ja nende pikkus võib ulatuda sentimeetrist 100 meetrini (Miidla 1984). Täiskasvanuks saades ksüleemi sooned surevad ja puituvad, moodustades taimes vähest takistust omava torustiku toitainete transportimiseks (Nobel 2009), peale toitainete transportimise on neil ka taime toetamise funktsioon (Kukk 1996).

5.1 Kuidas ksüleemi anatoomia varieerub keskkonnastressi tingimustes

Stress on taime ebasoodsate välistegurite põhjustatud sisemine pinge. Stress taimetele võib avalduda elastsena, st pärast tekkinud pinge kadu taime esialgne seisund taastub. Kui aga reaktsioon stressile jättis taimetele deformeerumise jälgi või tekitas haigusi või koguni surmas taime, siis sellist stressis olekut nimetatakse plastiliseks. Stressi põhjustajateks võivad olla mitmed tegurid: temperatuur, põud, haigused, kahjurid, vähene või liigne valgus, mineraalid, liigvesi ja antropoloogilised faktorid (Miidla 1984). Keskmiselt võib mesofüüdi puhul viia rohkem kui 30% vedelikukadu surmani (Mohr jt 1995: 540). Suure veedefitsiidi korral peetakse õhulõhesid enamasti esimeseks taime organiks, mis veekaole reageerib (Eunice jt 2007). Õhulõhesid ja juuri peetakse traditsiooniliselt peamisteks vee liikumist kontrollivateks organiteks taimes. Kuigi vee transportimise süsteem võib samuti oluliselt mõjutada vee liikumist, piirates vedeliku juhtivust. On märgatud, et veestress mõjutab võrse hüdraulilist juhtivust, kutsudes esile embolismi ksüleemi soontes või soonte diameetri vähenemise (Eunice jt 2007).

Kogu taime tasandil põhjustab veepuudus muutusi taime fenoloogias, kasvus, süsiniku assimilatsioonis ja ka paljunemisprotsessi häireid. Mõned varasemad stressist johtuvad struktuursed muutused ilmnevad biofüüsikaliste tegurite mõjul ja on põhjustatud vedelikupuudusest. Kui veesisaldus taimes väheneb, langeb rakkude turgorrõhk ja rakuseinad lõtvuvad, põhjustades raku plasmolüüsi. Kuna taimelehe kasv sõltub enamasti raku arengust, siis raku kasvu pärssimisel peatub veedefitsiidi ajal kogu lehe areng. Teiselt poolt, veenappusest tingitud stress limiteerib mitte ainult üksiku lehe suurust, vaid ka taime lehtede koguhulka. Kui suurem osa lehtedest on väljaarenenud ja tekib vedelikupuudus, siis üldjuhul lehed vananevad ja langevad maha. Teine, varasem taime reaktsioon vedelikupuudusele on võrse kasvu peatumine, tihti järgneb sellele kiire kasv, kui vajalik veehulk on mullas taastunud. Veedefitsiit mõjutab ka juurestiku arengut (Eunice jt 2007). Juure arengule avaldab veepuudus suurt mõju, kuna see toob kaasa selliseid muudatusi juure omadustes nagu pikkus, kaal, diameeter, sügavus ja pindala, mida juur katab. Veestressi all kannatavatel taimedel muutub juure ja varrekasvu suhe, mille tagajärjel suureneb juure- ja väheneb varrekasv. Taimed, mille juured ei tungi sügavale pinnasesse, suurendavad juurekasvu pindala, vähendades nõnda veekadu juurte ümber, need on suure veekasutusefektiivsusega taimed (Franco 2011).

Taimedel, mille juured kasvavad sügavatesse mullakihtidesse, on oluliselt parem võimalus ellu jääda, kuna juured ulatuvad põuaperioodil veerikastesse mullakihtidesse. Ka rohkete pikkade peenjuurtega taimed suudavad paremini vedelikku omastada, kuna peenemad juured tungivad kõikidesse mulla kihtidesse, kust võib saada vett (Franco 2011).

6. TAPHRINA SEEN

Taphrina, kottseente hõimkonda (*Ascomycota*) kuuluv biotroofne parasiitseene, mis on dikarüootne, mütseelne, kasvab peremeestaimel, moodustab paljaid eoskotte ja kotteoseid. *Taphrina* on saprotroofne ja haploidne, seda on võimalik isoleerida ja kultiveerida, seen paljuneb pungumise teel. *Taphrina* taksonite patogeensid erinevad sõltuvalt peremeestaimedest – sõnajalgadest kuni õistaimedeni – ning põhjustavad infektsioone ja eriilmelisi sümptomeid nii lehtedel, vartel kui viljadel. Seene taksonoomia tekitab erinevatel peremeestaimedel erinevaid sümptomeid nagu lehtede laigulisus, lehtede kõhardumine, tuulepesad, lehtede paksenemine (Paula jt 2007). *Taphrina* perekonna seene arvukad erinevad liigid parasiteerivad paljudel taimedel üle kogu maailma ja paistavad silma erisuguste sümptomite tekitamisega oma peremeestaimedel (Каратыгин 2002).

Enim tuntud liik on *Taphrina deformans*, mis parasiteerib virsiku- ja mandlipuudel, kuna see seen avaldab suurt mõju saagikusele, seega ka majandusele. Soodsates kasvutingimustes põhjustab *Taphrina deformans* puulehtede kõhardumist, märkimisväärselt enneaegset lehelangust ja olulist saagikuse kahanemist enamuse virsiku- ja nektariinisortide puhul. Võitluses parasiidiga on abiks fungitsiidid, kuid neid tuleb kasutada kindlal perioodil, hilisemal, siis kui pungad hakkavad puhkema. Aladel, kus esinevad sagedased vihmajärged, tuleb fungitsiide kasutada korduvalt. Ilmastikutingimused on võtmefaktor, mis soodustab seenega nakatumist. Lehtede kõhardumise esinemissagedus ja raskusaste on seotud vihmajärgedega, niiskete perioodide pikkusega, õhutemperatuuriga ja inkubatsiooniperioodiga. Pikaajaline vihmajärg periood soodustab raskeid lehtede kõhardumise haiguspuhanguid, virsikupuul on haigusele vastuvõtlik siis, kui puul algab lehtimisperiood ja taim on jätkuvalt tundlik umbes 40 päeva. Järgmisel hooajal ei ole tingimused haiguse arenguks enam nii soodsad. Peremeestaime vastuvõtlikkus väheneb lehtede vananemisega ja kõrgem õhutemperatuur pärsib haiguse levikut täielikult. Kui lehed on täiskasvanud, muutub risk haigestuda ja lehe kõhardumisoht väikeseks (Thomidis jt 2010). Jaapanis tuntud *Taphrina* liigi esindaja on *Taphrina wiesneri*, mis tekitab tõsiseid kahjustusi kultuuriliselt tähtsale taimel, Jaapani ploomile (*Prunus serrulata*). Seen põhjustab *Prunus*'e liikidel tuulepesade teket okstel, õitsemise pärssimist, enneaegset lehtede langemist. Ploomipuul parasiteeriv *Taphrina* seene perekonna esindaja *Taphrina flavorubra* aga põhjustab ebanormaalselt vilja kasvu, deformeerides seda ja muutes vilja urbseks (Isheng J. Tsai jt 2014).

Taphrina seeneperekonda kuulub „Seenesõnastiku“ (Kirk jt 2008) andmeil ligikaudu 95 liiki, mis on laialdaselt levinud kõikjal maailmas. Perekonda *Taphrina* on kirjeldatud peamiselt peremeestaime leviku, geograafilise ulatuse, morfoloogiliste omaduste, eostottide ja kotteoste kuju, mütseeli esinemise, tüvirakkude olemasolu või puudumise, aga ka nende suuruse ja kuju ning patoloogilise mõju põhjal peremeestaime kudede (Pettydesova jt 2013). *Taphrina betulina*, millele antud töö on pühendatud, parasiteerib sookasel *Betula pubescens* ja arukasel *Betula*. *Taphrina betulina* põhjustab selliseid sümptomeid nagu tuulepesad, teised *Taphrina* perekonna esindajad aga tekitavad mitmeid teistsuguseid sümptomeid. Näiteks *Taphrina carnea* tekitab arukasel lehtede moondusi, *Taphrina bullata* põhjustab roosõielistel puulehtede täpilisust, *Taphrina cerasi* põhjustab kirsipuudel tuulepesade teket (Каратыгин 2002). Kõik seni tuntud liigi esindajad on dimorfsed, mütseeli staadium on rangelt ainult taimel parasiteeriv. Parasiitne faas on põhiline elukorraldus liigil, kus hüüf tungib läbi lehe kutiikula ja jätkab epidermise rakkude vahelt tungimist peremeestaime kudedesse, kuni jõuab parenhüümrakkudeni. Kõiki haiguse sümptomeid seostatakse taime hormoonisarnaste ainetega nagu heteroauksiin – kõige enam looduslikult esinev taimehormoon, mis kuulub auksiini klassi. Seda hormooni toodab ka *Taphrina* liik, kahjuks on selle protsessi täpne mehhanism seni selgusetuks jäänud. On teada, et kaks geeni, mis on vajalikud heteroauksiini toodanguks maisi-lendnõgiseenes (*Ustilago maydis*) esinevad ka *Taphrina deformans* seenel, seega oletatakse, et *Taphrina deformans* ja teised *Taphrina* perekonna liigid võivad omada sarnast suundumust hormooni biosünteesiks (Isheng J. Tsai jt 2014).

6.1 Kuidas patogeen ründab taime?

Parasiitseene ellujäämise kindlustamiseks on vaja peremeestaime, oma eesmärgi saavutamiseks on parasiit varustatud kinnitus-, identifitseerimis- ja invasioonimehhanismidega. Rünnak peremeestaimele võib toimuda läbi taimes oleva ava, õhulõhe või haavandi (Moore jt 2011: 379). Parasiitseene eos laskub lehepinnale, kinnitades tänu hüdrofoobsele koostoimele eose seinal ja hüdrofoobse lehepinna vahel. Järgnevalt otsib eosest välja kasvav hüüf e seeneniit endale sobivat kohta ning leides selle, hüüfi ots suureneb ja tugevdab haardumist lehepinnaga. Objekt, millega parasiitseenel toimub vastastikune mõju, on lehepinna kutiikulakiht ja sellel olevad rakuvälised karvakesed. Lehepinna välimine kiht koosneb peamiselt hüdrofoobsetest vahadest ja sisemistest kihtidest, mis on rakuseina epidermile kõige lähemal, olles väga hüdrofiilsed. Selline nihe hüdrofiilsete ja hüdrofoobsete seesmiste ja välimiste kihtide vahel kindlustab taime ühtse kaitsebarjääriga. Samuti takistab see erinevate viiruste, bakterite, spooride tungimist taimesse (Moore jt 2011: 379). Vaatamata sellele on kasvav hüüf võimeline tundma muutusi lehepinna tekstuuris ja lehe pinnareljeefi erinevusi, mis esinevad epidermi rakkude vahel ja õhulõhede ümber. Hüüfi laiahaardeline kasv peatub, kui selle tipp on kasvanud läbi õhulõhe sulgrakkude vahel oleva õhupilu ja appressorium on õhulõhe kohal välja kujunenud. Appressorium on hüüfi tublisti suurenenud ots, mis õhulõhe kohalt siseneb otse läbi õhupilu. Siinkohal kasvab seene hüüf läbi kesklamelli lehekudede rakkude vahele, et seen saaks omastada endale vajalikke aineid, sealjuures tapmata peremeestaime kudesid (Moore jt 2011: 379). Seen muudab taime hormonaalset süsteemi enda kasuks, avaldades aga taimele negatiivset mõju.

Tuulepesade kohta arvatakse, et nende teke on tingitud taimehormoonidest, mille toodangut süstemaatiliselt ja aastaringselt tekitab rakkude vahel jaotunud seeneniidistik okstes, seega võib *Taphrina* liigi poolt indutseeritud erinevate haiguste sümptomeid seostada nende võimega sünteesida ja moduleerida erinevaid taimehormoone (Isheng J. Tsai jt 2014). Näiteks auksiin, taimehormoon, mis mängib erinevaid rolle taime kasvus ja arengus, reguleerides raku pooldumist, rakkude diferentseerumist ja polaarsust. See hormoon osaleb juurte, võrsete, lehtede, õite ja viljade arengus kogu taime tasemel. Parasiitseene võib mõjutada auksiini sünteesi, kutsudes esile haigusesümptomeid. Nii käitub ka patogeene *Taphrina*, sekkudes peremeestaime auksiini ainevahetusse ning tekitades taimel selliseid moodustisi nagu tuulepesad okstel, lehtede kähardumine jne. Nakatunud taime puhul lakkab auksiini kontrollmehhanism töötamast, sellise intensiivse kasvu tagajärjel toimuvad taimel moondused, taim on kurnatud ja pikemas perspektiivis (Janoudi Abdul K., 1993) nakatunud taim või selle osa sureb. Parasiidi eesmärk on hoida peremeestaime intensiivses kasvus, sünteesides auksiini ning tekitades taimel okstel ebanormaalseid moodustisi. Kusjuures seen sõltub taimelt saadavatest toitainetest, kuigi hilises nekrotroofi staadiumis patogeene enam elusat taimet ei vaja. Kuna auksiin indutseerib paljude geenide ekspressiooni, saab patogeene säilitada endale kasulikke tingimusi (Ludwig-Müller 2015).

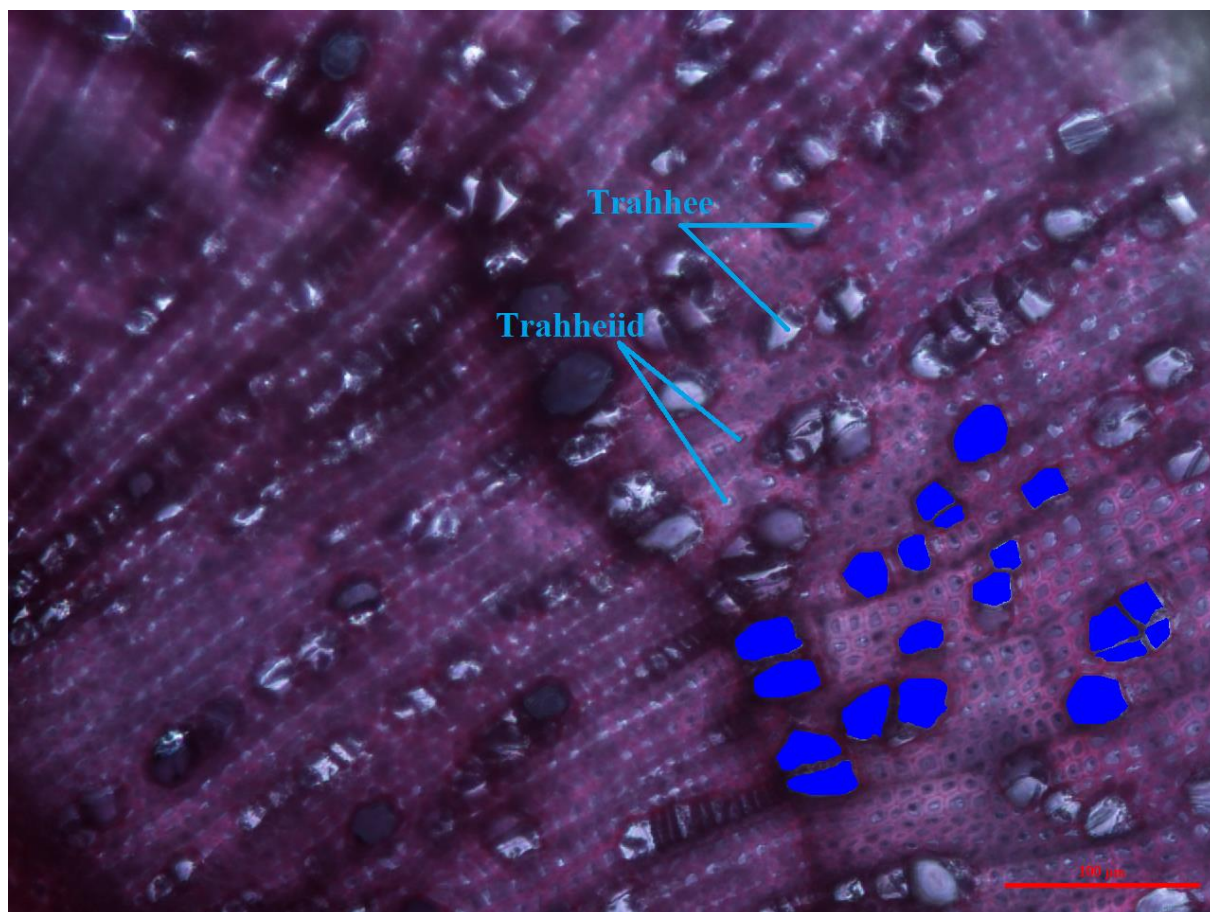
7. METOODIKA

Välitööd toimusid 2015. aasta juulikuus Tartu maakonnas, kus tuulepesade nakatanud lehti ja kontroll-lehti koguti Ihastes Anne looduskaitsealal (58°21'50''N 26°47'19'E) ja Tartu linnas, Tähtvere pargis (58°23'11''N 26°42'2'E). Proovid transporditi katsete läbiviimiseks Eesti Maaülikooli laborisse.

7.1 Ksüleemitorude suurus ja tihedus

Kogutud proovide lehe vartest lõigati raseerimisteraga käsitsi peened ribad, mis värviti fluoroglütšiiniga üle ja pildistati Nikoni fotoaparaadiga varustatud mikroskoobiga. Fotod tehti erinevate suurendustega (4x, 10x, 20x, 50x). Saadud pilte mõõdeti ImageJ vabatarkvaraga nii, et valitud ksüleemitorude pindala mõõdeti *Freehand selections* ja *Analyze* tööriistaga, millega saadi pindala mõõt. Kõik eelnevalt mõõdetud torud olid märgistatud, vältimaks nende korduvat mõõtmist. Ksüleemitorud olid valitud kriteeriumi järgi, et pilt oleks fookuses ja ksüleemitoru seinad korralikult nähtavad ning eristatavad. Ühe varrelõigu pildilt mõõdeti 20 ksüleemitoru, nii kontroll- kui ka nakatanud proovidel. Kõigi mõõdetud ksüleemitorude pindalade kohta arvutati välja aritmeetiline keskmine ja omavaheline korrelatsioon.

Ksüleemitorude paiknemistihedust mõõdeti nagu ka ksüleemitorude pindalasid ImageJ vabatarkvaraga, ksüleemitoru paiknemise ala võeti *Polygonal selection* tööriistaga, pinnaühikuks oli võetud ~31 mm², kõik eelnevalt mõõdetud torud olid märgistatud, vältimaks nende korduvat mõõtmist. Ksüleemitorude osakaal arvutati pinnaühikus (~31 mm²) leiduvate ksüleemitorude pindala summa jagamisel pinnaühikuga. Saadud tulemuste põhjal arvutati välja aritmeetiline keskmine ja ksüleemitorude tiheduse seos hüdraulilise juhtivusega.



Joonis 1. Ksüleemitorude tiheduse mõõtmine, kontrollkase lehevarre lõik 20x suurendusega. Sinisega on märgistatud mõõdetud ksüleemitorud.

7.2 Hüdrauliline juhtivus

Nii kase nakatunud kui ka kontrollproovid (kase lehed) olid paigutatud survekambrisse, kus proovidele rakendati ülerõhku, seejärel koguti proovide vartest eralduvat vedelikku kindla ajavahemiku jooksul, milleks oli võetud viis minutit. Lehtede vartest saadud vedelik koguti isoleeritud, eelnevalt kaalutud filterpaberisse, mille kaalumisel seejärel saadi lehevarrest eraldunud vedeliku mass. Kambris olnud lehe pindala oli mõõdetud eraldi, saadud katseandmeid sai rakendada hüdraulilise juhtivuse valemis.

Kase lehe hüdrauliline juhtivus arvutati järgneva valemi järgi:

$$L = \frac{dM}{dt * S * dP}$$

kus dM on veemass, mis oli kogutud 5-minutilise ajavahemiku jooksul (dt); S on survekambris oleva lehe pindala ja dP on kambris olevale lehele rakendatud ülerõhk.

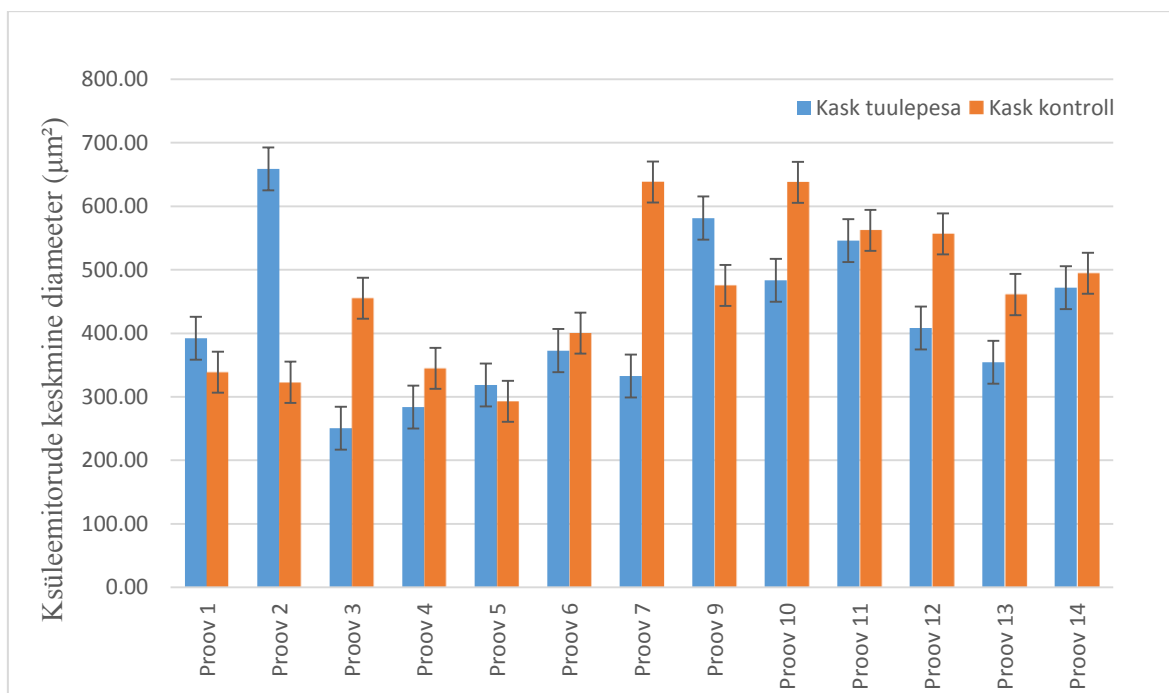
7.3 Andmetöötlus

Andmete analüüsimisel kasutati tarkvarapaketti MS Office Excel 2013. Ksüleemitorude keskmise diameetri leidmiseks arvutati välja proovide aritmeetiline keskmine, samal meetodil arvutati ka paiknemise tihedus, st ksüleemitorude osakaal pinnaühikus, nii kontroll- kui ka nakatunud proovidel. Proovide omavahelist statistilist seost kontrolliti korrelatsioonianalüüsi abil. Korrelatsiooni ja statistilist olulisust arvutati andmeanalüüsi sõltuvate valimite testi abil.

8. TULEMUSED

8.1 Ksüleemitorude keskmine diameeter

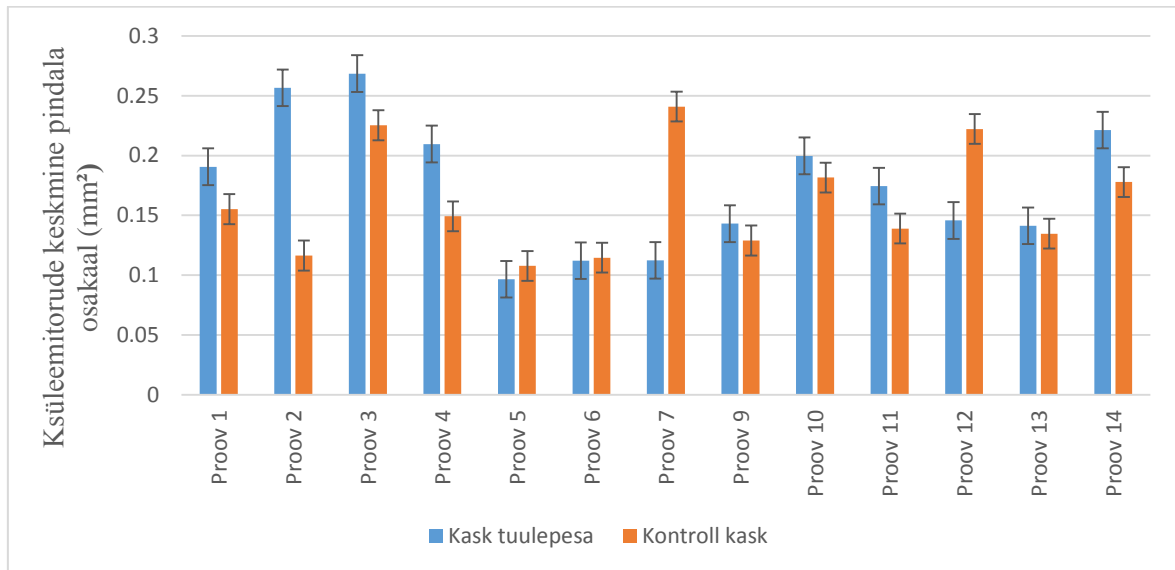
Mõõdetud proovide ksüleemitorude keskmine diameeter jäi vahemiku 250–660 μm^2 . 13 mõõdetud tuulepesa ja kontrollproovide keskmise pindala tulemused näitasid, et 4 näidu puhul oli ksüleemitorude diameeter suurem kui kontrollproovil ja ülejäänul 9 proovil oli ksüleemitorude diameeter väiksem kui kontrollproovil (Joonis 2). Arvutades mõõtmistulemuste keskmist, saime nakatunud proovide keskmiseks 419,6 μm^2 , kontrollproovide puhul oli keskmine 460,1 μm^2 .



Joonis 2. Ksüleemitorude diameetri keskmine (μm^2) koos standardveaga

8.2 Ksüleemitorude osakaal pinnaühikus

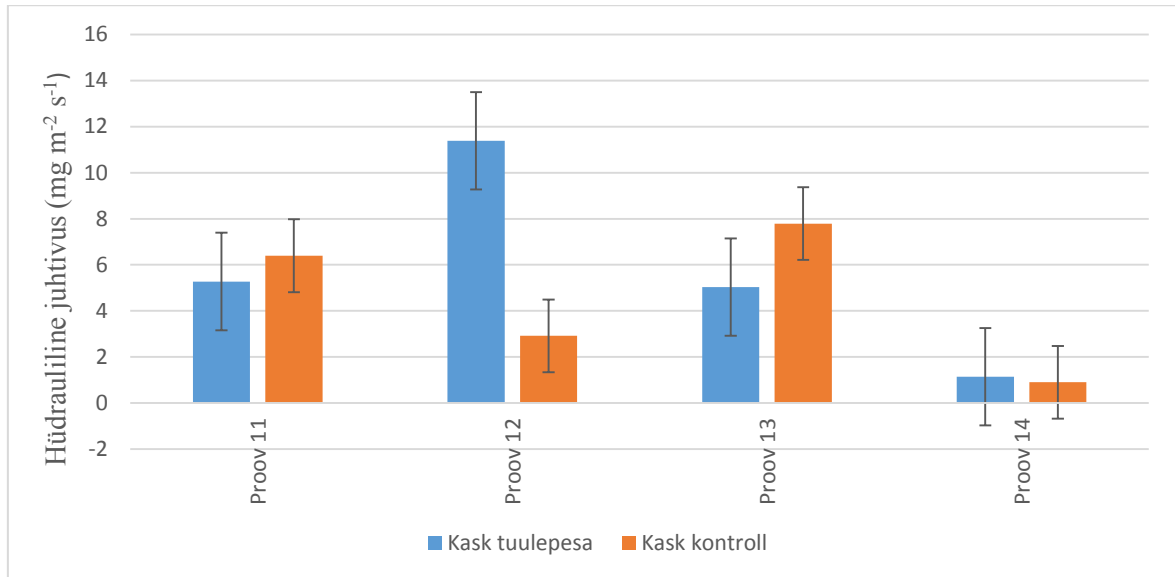
Ksüleemitorude keskmine pindala osakaal pinnaühikus ($\sim 31 \text{ mm}^2$) varieerus 0,096–0,268 mm^2 . Mõõdetutest 9 proovi tulemused näitasid tihedamat ksüleemitorude paiknemist parasiitseenega nakatunud proovil (joonis 3). Mõõtmistulemuste keskmine näitas nakatunud proovidel suuremat paiknemise tihedust 0,174 mm^2 . Kontrollproovidel oli keskmine ksüleemitorude paiknemise osakaal 0,161 mm^2 .



Joonis 3. Ksüleemitorude pindala keskmine osakaal pinnaühiku ($\sim 31 \text{ mm}^2$) kohta koos standardveaga

8.3 Hüdrauliline juhtivus

Nelja mõõdetud proovi puhul jäi hüdrauliline juhtivus vahemikku $0,89\text{--}11,38\text{ mg m}^{-2}\text{ s}^{-1}$ (joonis 4). Nakatunud proovi hüdraulilise juhtivuse keskmine oli $5,7\text{ mg m}^{-2}\text{ s}^{-1}$ ja kontrollproovi keskmine oli $4,49\text{ mg m}^{-2}\text{ s}^{-1}$.



Joonis 4. Nakatunud ja kontrollproovide hüdraulilise juhtivuse võrdlus

8.4 Ksüleemi morfoloogia ja hüdraulilise juhtivuse seos

Korrelatsioonikoefitsient näitas nakatunud proovide puhul suhteliselt väikest seost hüdraulilise juhtivuse ja ksüleemitorude pindala vahel ($r = -0,299$; $p = 0,0018$), samas oli kontrollproovide näitudel see koefitsient veelgi väiksem ($r = -0,173$; $p = 0,0002$). Nakatunud hüdraulilise juhtivuse ja ksüleemitorude tiheduse proovidel oli suur negatiivne omavaheline seos ($r = -0,758$; $p = 0,08$), ka kontrollproovide tulemus oli sarnane ($r = -0,740$; $p = 0,07$).

Korrelatsioonikoefitsiendi statistilist olulisust väljendava väärtus (p -väärtus) näitas, et nakatunud proovide hüdraulilise juhtivuse ja ksüleemitorude suurus oli statistiliselt oluline ($p = 0,0018$), see tähendab, tulemused ei ole saadud juhusel teel, samuti oli suur statistiline olulisus ka kontrollproovide näitudel ($p = 0,0002$). Arvutades nakatunud proovide hüdraulilise juhtivuse ja ksüleemitorude tiheduse seose statistilist olulisust, saadi tulemuseks 0,08 ja kontrollproovide puhul 0,07 (Tabel 1).

Tabel 1. Korrelatsioonianalüüs

Nakatunud proovide L ja ksüleemi S	p-väärtus	0,0018
	Korrelatsioon	-0,299
	N	4
Kontrollproovide L ja ksüleemi S	p-väärtus	0,0002
	Korrelatsioon	-0,173
	N	4
Nakatunud proovide L ja ρ	p-väärtus	0,0804
	Korrelatsioon	-0,758
	N	4
Kontrollproovide L ja ρ	p-väärtus	0,0727
	Korrelatsioon	-0,740
	N	4

L – hüdrauliline juhtivus

S – ksüleemi pindala

ρ – ksüleemitorude tihedus

Olulisuse nivoo 0,05

9. ARUTELU

9.1 Parasiitseene mõju ksüleemi morfoloogiale

Uuringu käigus saadud andmed näitavad, et *Taphrina* seenpatogeen mõjutab kase ksüleemi morfoloogiat. Nakatanud kase lehevarre ksüleemi pindala on väiksem kui nakatumata taimel – seda näitab p-väärtus (Tabel 1). Ka oli ksüleemitorude paiknemise tihedus nakatunud taimeosal suurem (Joonis 3). Töö eesmärgina määratletud küsimus, kas *Taphrina*'ga nakatunud kaseokstel on väiksema diameetriga ksüleemitorud, leidis kinnitust.

Mõõdetud ksüleemitorude suuruste keskmine näitas, et kase kontrollproovidel oli torude pindala suurem kui nakatunud proovidel, see tähendab, et nakatanul taimeosal oli torude pindala väiksem, ning et tagada vedelikuga küllastumist, arenes välja tihedam ksüleemitorude paiknemine.

Väiksem ksüleemitorude pindala viib selleni, et patogeeniga nakatunud taime osad peaksid saama vähem vett, mistõttu transpiratsioon neis väheneb. Kuid kuna hüdrauliline juhtivus oli suurem just nakatunud lehtedel, võib põhjus seisneda selles, et nakatunud taimeosal on indutseeritud intensiivne kasv, millega kaasneb tugev transpiratsioon. Vee intensiivse aurustumise tõttu vajavad taimelehed pidevat veega küllastumist, mida aga on ksüleemitoru väikese diameetriga raske saavutada. Samas tagab väike ksüleemitorude diameeter, et võimaliku vedelikupuuduse puhul ei teki kavitatsiooni (Tabassum jt 2016). Seega, et vältida kavitatsiooni, mis tekiks suure diameetriga ksüleemitorudel, arenes taimeosal välja tihe ksüleemitorude paiknemine, millega kompenseeritakse suurt vedeliku tarbimist. Kuna parasiitseene mõjutab taime ainevahetust, indutseerides intensiivset kasvu ja mõjutades ksüleemitorude morfoloogiat, ei suuda taim kahjustatud taimeosa vajamineva vedelikuga piisavalt varustada ja lõpuks nakatunud taimeosa sureb.

9.2 Hüdrauliline juhtivus

Arvestades nakatunud proovide väikest ksüleemitorude pindala ja suurt ksüleemitorude paiknemise tihedust kui ksüleemi väikest pindala kompenseerivat tegurit, saab katse tulemusest järeldada, et sellistest morfoloogilistest muudatustest lehe anatoomias on mõjutatud ka lehe hüdrauliline juhtivus. Samuti märgati, et erinevates lehepindalade variatsioonides esineb hüdraulilise juhtivuse ja lehe pindala vahel positiivne korrelatsioon, st leherootsu veejuhtivus suureneb lehe suurenedes (Xiong jt 2014). Antud katse puhul toovad arvulised näitajad esile kontrollproovide lehepindalade suurema keskmise suuruse ($16,95 \text{ cm}^2$) kui nakatunud proovidel ($15,6 \text{ cm}^2$), kinnitades seega ka visuaalselt nähtavat suuruste erinevust kontroll- ja nakatunud proovide vahel. Kuna kontrollproovide lehtede pindala oli suurem kui nakatunud proovidel, oli nende korrelatsioon hüdraulilise juhtivuse ja pindala vahel ($r = 0,55204$) ja nakatunud lehtede pindala seos hüdraulilise juhtivusega oli ($r = 0,40798$). Seega selgus, et suurematel lehtedel, mis olid kontrollproovideks, oli hüdrauliline juhtivus positiivses seoses lehe pindalaga nagu ka nakatunud proovidel, kuid kontroll-lehtedel oli see positiivne seos suurem kui väiksematel, nakatunud lehtedel.

Võrreldes kontroll- ja nakatunud proovide hüdraulilise juhtivuse keskmist selgus, et kontrollproovide juhtivus oli $4,49 \text{ mg m}^2/\text{s}$ ja nakatunud proovide juhtivus $5,7 \text{ mg m}^2/\text{s}$ (Joonis 4). Kontrollproovidel oli hüdraulilise juhtivuse ja ksüleemitorude tiheduse vahel tugev negatiivne korrelatsioon ($r = -0,740$), nakatunud proovil oli see näitaja pisut suurem ($r = -0,758$), (Tabel 1). Siit saame järeldada, et hüdrauliline juhtivus ja ksüleemitorude tihedus on suhteliselt tugevas negatiivses korrelatsioonis nii kontroll- kui ka nakatunud proovidel.

Kontrollproovide hüdraulilise juhtivuse ja ksüleemitorude suuruse seos oli väga väike ($r = -0,173$) võrreldes nakatunud proovi tulemusega ($r = -0,299$) (Tabel 1). Millest näeme küll väikest, ent siiski seost hüdraulilise juhtivuse ja ksüleemitorude suuruse vahel, kuna nakatunud proovidel oli ksüleemitorude pindala väiksem kui kontrollproovidel ja hüdrauliline juhtivus oli suurem just nakatunud proovidel. Sellisel puhul peab suurema hüdraulilise juhtivuse tagama suur ksüleemitoru tihedus, mis oligi nakatunud proovidel suurem.

Lähtudes katse tulemustest ja võrdlustest kontrollproovidega on näha, et *Taphrina* seen mõjutab ksüleemi hüdraulilist juhtivust. Saadud tulemused ei saa kinnitada hüpoteesi, et *Taphrina* 'ga nakatunud kaseokstel on väiksema pindalaga ksüleemitorud ja seetõttu on taime hüdrauliline juhtivus väiksem. Katsetulemused näitasid vastupidist – nakatunud kaseokstel on väiksemad ksüleemitorud, kuid suurem hüdrauliline juhtivus. Suuremat hüdraulilist juhtivust saaks selgitada õhulõhede tihedama paiknemisega nakatunud proovidel (Schletz, 2008). Saadud tulemustest saab siiski järeldada, et pikemas perspektiivis pärsib seen iga lehe normaalset arengut, indutseerides ebanormaalset varre kasvu. *Taphrina* 'ga nakatunud lehed olid väiksemad kui kontroll-lehed, ja kuna väikestes lehtedes paikneb põhikude tihedamini, loob see veedefitsiidil takistuse apoplastile – vee normaalsele liikumisele taime lehes, vähendades seega hüdraulilist juhtivust (Tabassum jt 2016) ning põhjustades lehtede närbumist juba noores eas.

Siinkohal tuleb juhtida tähelepanu sellele, et ülaltoodud järeldused põhinevad kõigest 4 kontroll- ja nakatunud taime proovide tulemustel. Täpsemate tulemuste saamiseks tuleb koguda rohkem lähteproove, et tõestada *Taphrina* seene mõju kase ksüleemi hüdraulilisele juhtivusele.

9.3 Potentsiaalne majanduslik kahju

Kuna arukask on Eestis üks levinumaid lehtpuid, kasvab seda paljudel haljasaladel. Kase puit on elastne ja hästi töödeldav. Arvestades turumajanduslikku huvi selle puuliigi vastu ja kase suurt levikut Eestis on oht, et *Taphrina* seenpatogeeni nakatanud puu väärtus langeb. Teades parasiitseene elutsüklit, on see potentsiaalseks ohuks ka kõrval kasvavatele kasepuudele. Kui suurem osa kasepuu okstest parasiitseene nakatub, võib see viia kogu taime hävinemiseni. Majanduslikku potentsiaali omavate noorpuude nakatumise puhul ei pruugi noortaimed jõuda majanduslikku kasutust leidvasse ikka, ehk taim sureb enne, kui on saavutanud vajamineva biomassi. Kuna kasepuit on elastne ja seda kasutatakse palju nt mööblitööstuses, võivad *Taphrina* seene tekitatud deformatsioonid vähendada puidu väärtust, mis majanduslikust aspektist on kahjulik, eriti väiketootjale.

KOKKUVÕTE

Käesoleva uurimistöö eesmärgiks oli uurida välja *Taphrina* seene mõju kase ksüleemi morfoloogiale ja veejuhtivusele. Töös lähtuti hüpoteesidest, et seenega nakatanud kaseokstel on väiksemad ksüleemitorud, mistõttu on väiksem ka hüdrauliline juhtivus, või ei avalda *Taphrina* seen ksüleemile olulist mõju.

Kasevarre ristlõikudest tehtud fotode analüüsimisel mõõdeti ära ksüleemitorude pindala: kontrollproovide keskmine oli $460,1 \mu\text{m}^2$ ja nakatunud proovidel $419,6 \mu\text{m}^2$, mis näitab, et *Taphrina* seen siiski mõjutab ksüleemi morfoloogiat, vähendades ksüleemitorude suurust. Samuti näitas tehtud mikroskooppiltide analüüs ksüleemitorude tiheduse mõõtmisel nakatunud taimeosade puhul ksüleemitorude tihedamat paiknemist ($0,174 \text{ mm}^2$) võrreldes kontrollproovidega ($0,161 \text{ mm}^2$). Katsest selgus, et seen avaldab taime ksüleemi morfoloogiale märkimisväärset mõju.

Kuna ksüleemitorud on ühed hüdraulilise juhtivuse tähtsamatest komponentidest (Caringella jt 2015), mõõdeti töö käigus nende hüdraulilist juhtivust, kuid ainult nelja viimase proovi puhul, ning selgus, et nakatunud proovide hüdrauliline juhtivus oli suurem. Seosed hüdraulilise juhtivuse ja ksüleemitorude tiheduse vahel olid sarnased mõlemal, nii kontroll ($r=-0,740$) kui ka nakatunud proovil ($r=-0,758$). Rohkem erinesid seosed hüdraulilise juhtivuse ja ksüleemitorude suuruste vahel: kontrollproovi puhul oli see seos väga väike ($r=-0,173$), kuid nakatunud proovi puhul suurem ($r=-0,298$), see tähendab, et hüdrauliline juhtivus oli nakatunud proovidel suurem ($5,7 \text{ mg m}^2/\text{s}$), kuid ksüleem väiksem ($419,6 \mu\text{m}^2$) kui kontrollproovil ($460,1 \mu\text{m}^2$). Seega suurt hüdraulilise juhtivuse nakatunud proovide puhul peab kompenseerima suurem ksüleemitorude tihedus. Siiski tuleb arvestada sellega, et eelnimetatud tulemused on saadud vaid 4 proovi põhjal ja seepärast vajaks *Taphrina* seenega nakatunud lehtede hüdraulilise juhtivuse aspekti täiendavat uurimist, milles peab olema kasutada rohkem nakatunud lehtede proove, et oleks võimalik teha täpsemaid järeldusi. Siiski patogeenseene elu algstaadiumis avaldatud mõju, indutseerib taimeosal intensiivset kasvu, millest seen saab kasu, kuna on biotroofne. Parasiitseene saab vajalikud orgaanilised ühendid peremeestaime elusatest rakkudest, tagades nõnda peremeestaime arvelt endale sobivad elutingimused ja ka tulevase paljunemise. Töö tulemused kinnitavad *Taphrina* seene mõju kase ksüleemi morfoloogiale, kuid mõju hüdraulilisele juhtivusele vajab veel täiendavat uurimist.

SUMMARY

The purpose of this study was to research the effect of the *Taphrina betulina* fungus on the morphology and water conductivity of birch tree (*Betula pendula*) xylem. The study was based on the hypothesis that infected tree has smaller xylem, which results in lower hydraulic conductivity, or does not have a significant effect on the xylem.

In the analysis of photographs taken from sample cross-sections, the area of xylem tubes was measured: the mean of control samples were $460,1 \mu\text{m}^2$ and the infected samples had $419,6 \mu\text{m}^2$, which indicates that the *Taphrina* fungus affects the morphology of xylem, reducing the size of xylem tubes. Also, the microscopic analysis of the images showed a denser distribution of xylem tubes in infected samples ($0,174 \text{ mm}^2$) in comparison with control samples ($0,161 \text{ mm}^2$). The test revealed that the fungus had a significant effect on the plant's xylem morphology.

Since xylem tubes are among the most important components of hydraulic conductivity (Caringella et al. 2015), their hydraulic conductivity was measured, but only for the last four samples. It was found that the hydraulic conductivity of the infected samples were higher. The correlation between hydraulic conductivity and density of xylem tubes were similar, in control ($r=-0,740$) and infected samples ($r=-0,758$). Larger differences occurred between the hydraulic conduction and the xylem tube size, control sample correlation were very low ($r=-0,173$) yet higher for the infected sample ($r=-0,298$), this means that hydraulic conductivity was higher in the infected samples ($5,7 \text{ mg m}^2/\text{s}$), but xylem was smaller ($419,6 \mu\text{m}^2$) than in control sample ($460,1 \mu\text{m}^2$). Thus, a high hydraulic conductivity in infected samples must be compensated by a higher density of xylem tubes. However, it should be taken into account that the above hydraulic conductivity results are derived from only 4 samples and therefore needed a further study of the hydraulic conductivity, in which more infected samples should be used, so that more precise calculations can be drawn. However, the effect on the plant of the early stage of pathogenic life induces an intense growth of the plant, from which fungus can benefit. The parasite will receive the necessary organic compounds from the host living cells, thus ensuring surviving and further reproduction at the expenses of the host. The result of the work confirm the effect of *Taphrina betulina* fungus on the morphology of the xylem, but the impact on hydraulic conductivity needs further research.

KASUTATUD KIRJANDUS

Arthur C. Gibson, Howard W. Calkin, Park S. Nobel. (1984) Xylem Anatomy, Water Flow and Hydraulic Conductance in the Fern *Cyrtomium falcatum* – American Journal of Botany. Vol. 71, No. 4, pp. 564-574.

Dongliang Xiong Tingting Yu, Tong Zhang, Yong Li, Shaobing Peng, Jianliang Huang (2015) Leaf hydraulic conductance is coordinated with leaf morphoanatomical traits and nitrogen status in the genus *Oryza* – Journal of Experimental Botany. Oxford Journals, pp 741-748.

Eunice, A. Bacelar. Moutinho-Pereria., Jose M. Goncalyes, Berta C., Ferreira Helena F. Correia, Carlos, M. (2007) Changes in growth, gas exchange, xylem hydraulic properties and water use efficiency of three olive cultivars under contrasting water availability regimes. – Environmental and Experimental Botany. Elsevier, pp. 183 - 192.

Franco J. A. (2011). Root Development Under Drought Stress. – Universidad Politécnica de Cartagena. Vol. 2, No. 6

Hanso, M., Drenkhan, Rein. (2013). Simple visualization of climate change for improving the public perception in forest pathology. – Forestry Studies Vol. 58, pp. 37 - 45.

Isheng J., Tsai Eiji Tanaka., Hayato Masuya., Ryusei Tanaka., Yuuri Hirooka., Rikiya Endoh., Norio Sahashi., Taisei Kikuchi. (2014) Comparative Genomics of *Taphrina* Fungi Causing Varying Degrees of Tumorous Deformity in Plants – Genome Biology and Evolution, pp. 861 - 872.

Janoudi Abdul K. Widders Irvin E., Flore James A. (1993) Water Deficits and Environmental Factors Affect Photosynthesis in Leaves of Cucumber (*Cucumis sativus*) – Journal of the American Society for Horticultural Science. - U.S : American Society for Horticultural Science, Vol. 118, No. 3. - pp 366-370.

Kalda A., Kukk, E., Masing, V., Trass, H., Vaga, A. (1965) Botaanika I osa, Taimetsütoloogia, anatoomia ja morfoloogia. Tallinn : Valgus. lk 429.

Kirk P. M., Cannon P. F., Minter D. W., Stalpers J. A. et al. (2008) Dictionary of Fungi. Inglismaa : CAB International. lk 784.

Komissarov Gennadiy Germanovich (2014) A New Concept of Photosynthesis -Вестник Волгоградского государственного университета Серия 10: Инновационная деятельность. - Волгоград : ВолГУ. lk 47 - 62.

Kukk Toomas. (1996) Soontaimede anatoomia väike praktikum. Tartu : Tartu Ülikooli Kirjastus

- Ludwig-Müller Jutta.** (2015) Bacteria and fungi controlling plant growth by manipulating auxin: Balance between development and defense. – Journal of Plant Physiology. Elsevier, No. 172, pp. 4 - 12.
- Malhi Yadvinder., Doughty, Christopher E., Goldsmith, Gregory R. jt.** (2015) The linkages between photosynthesis, productivity, growth and biomass in lowland Amazonian forests. – Global Change Biology. Wiley, No. 21, pp. 2283 – 2295.
- Mandre Malle.** (2002) Stress concepts and plants – Forestry Studies XXXVI. - Tartu : DE GRUYTER OPEN. lk 9 - 16.
- Marissa A. Caringella Franca J. Bongers, Lawren Sack.** (2015) Leaf hydraulic conductance varies with vein anatomy across Arabidopsis thaliana wild-type and leaf vein mutants – Plant, Cell and Environment, No. 38. pp. 2735–2746.
- Masing V., Toomin, H., Reintam, L. jt** (1979) Botaanika III osa, Taimeökoloogia, taimegeograafia, geobotaanika. Tallinn : Valgus. lk 413.
- Miidla M.** (1984) Taimefüsioloogia - Tallinn : Valgus
- Mohr Hans. Schopfer, Peter.** (1995) Plant Physiology. Berlin : Springer. pp. 629.
- Moore David., Robson, Geoffrey D., Anthony P. J. Trinci.** (2011) 21st century guidebook to fungi. New York : Cambridge University Press. pp. 627.
- Myburg Alexander A. Sederoff Ronald R.** (2005) Encyclopedia of Life Sciences. Nature Publishing Group. No. 19.
- Niglas Aigar** (2009) Fotosünteesi veekasutuse efektiivsuse varieeruvus arukase (Betula pendula) võras. Tartu.
- Nobel. Park S.** (2009) Physicochemical and environmental plant physiology. Kanada : Academic Press.
- Paula V. Hansen. Bianchinotti, M. Virginia. Rajchenberg, Mario** (2007) Anatomy and cytology of Taphrina entomospora during infection of Nothofagus. – Mycological research III: Elsevier. pp. 592 - 598.
- Petrydesova Jana., Bacigalova, Kamila., Sulo, Pavol.** (2013) The reassignment of three ‘lost’ Taphrina species (Taphrina bullata, Taphrina insititiae and Taphrina rhizophora) supported by the divergence of nuclear and mitochondrial DNA. – International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology. – Inglismaa. No. 63. pp. 3091 - 3098.

Schletz R (2008) Stomata Densities of Developing and Mature Leaves of Geranium – ESSAI. Vol. 6, No. 42.

Sellin Arne., Eensalu, Eve., Niglas, Aigar. (2009) Is distribution of hydraulic constraints within tree crowns reflected in photosynthetic water-use efficiency? An example of *Betula pendula*. – Ecological Research. Springer. No. 25. - 173 – 183.

Shi-wei Guo., Yi, Zhou., Song Na Shen Qi-rong. (2006) Some Physiological Processes Related to Water Use Efficiency of Higher Plants. – Agricultural Sciences in China. Elsevier. Vol. 6, No. 5. pp. 403 – 411.

Silva Cory S. Seider Warren D., Lior Noam (2015) Chemical Engineering Science. pp. 151 - 171.

Silva Cory S. Seider, Warren D. Lior, Noam. (2015) Exergyefficiency of plantphotosynthesis. – Chemical Engineering Science. Elsevier. No. 130, pp. 151 – 171.

Skillman John B. Griffin, Kevin L. Earll, Sonya and Kusama Mitsuru. (2011) Photosynthetic Productivity: Can Plants do Better? Thermodynamics. – Systems in Equilibrium and Non-Equilibrium. InTech. pp. 35 - 68.

Tabassum Muhammad Adnan Zhu Guanglong, Hafeez Abdul, Wahid Muhammad Atif, Shaban Muhammad, Li Yong (2016) Influence of leaf vein density and thickness on hydraulic conductance and photosynthesis in rice (*Oryza sativa* L.) during water stress. – Scientific Reports. Nature.

Thomas N. Buckley Grace P. John, Christine Scoffoni, Lawren Sack (2015) How Does Leaf Anatomy Influence Water Transport outside the Xylem? – Plant Physiology. American Society of Plant Biologists. No. 168. pp. 1616–1635.

Thomidis T. Rossi, V. Exadaktylou, E. (2010) Evaluation of a disease forecast model for peach leaf curl in the Prefecture of Imathia. Greece. Elsevier, Crop Protection. No. 29.

Tran Dang Xuan Ogushi Yuichia, Chikara Junkoa, Tsuzuki Eijia, Terao Hiroyukia, Matsuo Mitsuhira, Tran Dang Khanh, Nguyen Huu Hong. (2003) Kava root (*Piper methysticum*) as a potential natural herbicide and fungicide – Crop Protection. No. 22, pp. 873 - 881.

Tullus H., Vares, A. (2001) Lehtpuupuistute kasvatamine Eestis – Akadeemilise Metsaseltsi toimetised XIV. Tartu : DE GRUYTER OPEN.

Vaganov E. A. Hughes, M. K. Shashkin, A. V. (2006) Growth Dynamics of Conifer Tree Rings Images of Past Future Environments – Ecological studies. sine loco : Springer, No. 168, pp. 358.

Water-use efficiency. [on-line] Wikipedia. - Wikimedia Foundation, Inc. (01. 04 2017) https://en.wikipedia.org/wiki/Water-use_efficiency.

Scholander pressure bomb. [on-line] Wikipedia. - Wikimedia Foundation, Inc. (24. 11 2017)
https://en.wikipedia.org/wiki/Scholander_pressure_bomb

Wullschleger Stand D., Oosterhuis, Derrick M. (1989) Water use efficiency as a function of leaf age and position within the cotton canopy. – Plant and Soil 120: Kluwer Academic Publishers. No. 120. - pp 79 – 85.

Õunapuu Eele., Sellin, Arne. (2013) Daily dynamics of leaf and soil-to-branch hydraulic conductance in silver birch (*Betula pendula*) measured in situ. – Plant Physiology and Biochemistry. Elsevier. No. 68, pp. 104 – 110.

Каратыгин. И. В. (2002) Порядки Тафриновые, Протомициевые, Экзобазидиевые, Микростромациевые. –Определитель грибов России. - Санкт-Петербург : Наука. lk 135.

Mina, _____,

(*autori nimi*)

sünniaeg _____,

1) annan Eesti Maaülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) enda loodud lõputöö

(*lõputöö pealkiri*)

mille juhendaja(d) on _____,

(*juhendaja(te) nimi*)

salvestamiseks säilitamise eesmärgil, sh digitaalarhiivis DSpace säilitamise eesmärgil kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni;

2) olen teadlik, et punktis 1 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile;

3) kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei rikuta teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse seadusest tulenevaid õigusi.

Lõputöö autor _____

(*allkiri*)

Tartu, _____

(*kuupäev*)

Juhendaja(te) kinnitus lõputöö kaitsmisele lubamise kohta

Luban lõputöö kaitsmisele.

(*juhendaja nimi ja allkiri*)

(*kuupäev*)

(*juhendaja nimi ja allkiri*)

(*kuupäev*)